

2・3 遺伝子レベルで見た仔魚の消化機能の発達

黒川 忠英

独立行政法人水産総合研究センター養殖研究所 生産技術部繁殖研究グループ

魚類では、消化器官が未完成な発育段階から摂餌を開始する種類が多い。特に、海産の浮遊性卵を持つ魚種ではこの傾向が顕著である。例えばヒラメでは、胃の消化機能は仔魚から稚魚への変態期に発達するため、仔魚期の消化生理機構は成魚とはかなり異なる部分があることは容易に想像できる。また、仔魚期には動物プランクトンなどの餌生物に含まれる酵素が栄養物の消化に貢献しているのではないかと推測から、仔魚用の配合飼料の改良のために消化酵素を添加する試み等も試されているが、その評価は一定していない。そこで今回は、ヒラメを中心に仔稚魚期の消化生理機構の発達過程について紹介したい。

魚類の消化生理機構

仔稚魚期の消化生理機構の特徴を理解しやすくするため、まず成魚における消化生理機構について簡単に述べたい(図1)。ヒラメなどの有胃魚の成魚では、摂取された餌は最初に胃の中で胃腺から分泌される胃酸とタンパク質の消化酵素であるペプシンによって分解される。この胃酸やペプシンの分泌は、ガストリンなどの消化管ホルモンによって制御されると考えられている。

次に餌は幽門垂および小腸に送られ、胆嚢から分泌される胆汁によって胃酸の中和を受け、膵臓から分泌されるトリプシンなどの各種消化酵素によって分解を受ける。胆汁や膵消化酵素の分泌は、コレシストキニン(CCK)やペプチドYY(PYやPYY)などの消化管ホルモンによって制御されると考えられている。

最後に、餌は小腸上皮細胞の細胞膜に結合しているアミノペプチターゼなどの膜消化酵素によって、単量体もしくは二量体といった細胞膜を通過できる段階まで分解され、それらは小腸上皮細胞に吸収される。

すなわち、成魚では胃、小腸管腔内および小腸上皮細胞膜上の3段階で餌の消化が行われる。これに加えて無胃魚では、膵消化酵素と小腸膜消化酵素による消化過程だけでは十分に餌を消化吸収することができないと考えられ、それを補うために直腸の上皮細胞がタンパク質を高分子状態のまま飲作用により取

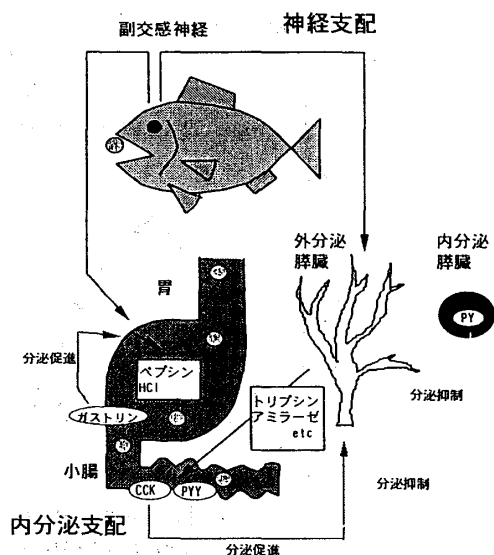


図1. 魚類の消化制御機構の概念図

り込み、細胞内のライソゾームにより細胞内消化する消化機構があることが知られている。

仔魚期の消化生理機構の発達過程

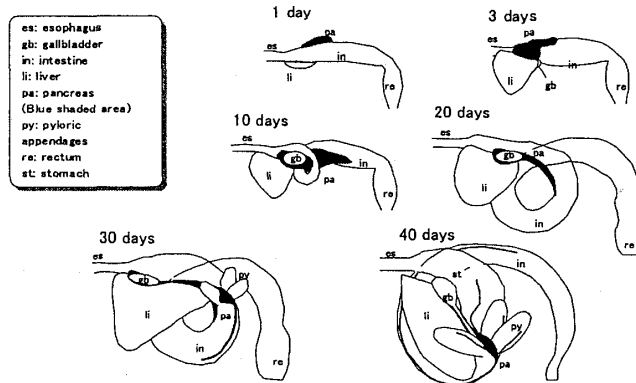


図2. ヒラメ仔魚における膵臓の外部形態

成長に伴う消化器官の発達過程を、ヒラメを例にして述べる。孵化直後の消化管は細く、粘膜の皺曲はみられず、粘膜の微絨毛もあまり発達していない。しかし、膜消化酵素の合成は僅かながら開始されている。ヒラメのように diffuse-type 外分泌膵臓を持つ種類であっても、発生初期には一塊の組織として消化管から分化する(図2)。孵化直後には、まだ外分泌膵臓の原基は形成されて

いないが、内分泌膵臓の原基は形成されており、インスリン細胞がみられる。この内分泌膵臓原基は、将来的には principal islet になる。

孵化1日目頃になると、外分泌膵臓と肝臓が分化し始め、外分泌膵臓ではトリプシンなどの消化酵素の合成が開始される(図3)。

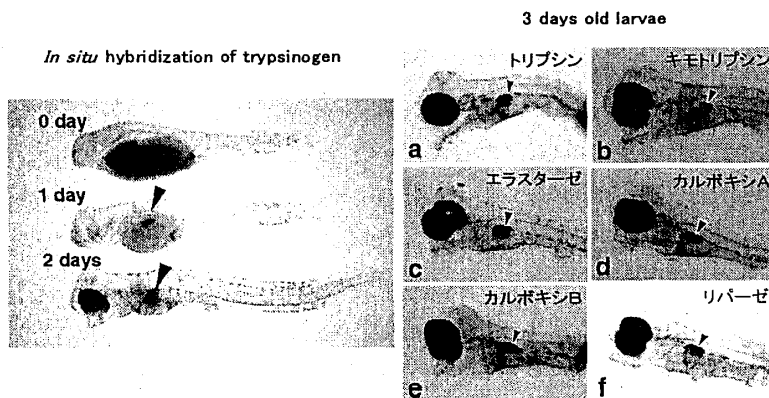


図3. ヒラメ仔魚における膵消化酵素遺伝子の検出

摂餌が開始されるふ化後3日目までに、キモトリプシン、エラスターゼ、リパーゼなどほとんどの膵消化酵素の合成が開始される(図3)。膵消化酵素の分泌を制御するCCKやPY内分泌細胞の分化も腸管上皮においてこの頃起こるが、ガストリン細胞はまだ認められない。ふ化後3日目になると小腸粘膜の皺曲も形成され、粘膜上皮の微絨毛もよく発達し、膜消化酵素の合成も活発になる。また、摂餌開始期から、直腸におけるタンパク質の飲作用による取り込みと細胞内消化は、すでに機能化している。

ふ化後7日目になると、腸管は捻転する。成長とともに捻転部分は次第に大きくなり、外分泌膵臓組織は仔魚の腸管の発達とともに静脈に沿って後方に伸長していく。

ふ化後30日程度経過すると、胃と幽門垂の原基が分化する。しかし、胃の原

基ではペプシンなどの消化酵素の合成はまだ開始されていない。胃や幽門垂の原基が形成されると、外分泌腺臓はその表面の静脈に沿っても分布するようになる。この頃、幽門垂の基部付近の腺臓組織中に複数の accessory islet が分化し、この中に P Y 細胞も出現する。

変態が完了する発育段階では胃の胃腺もよく発達し、胃腺では消化酵素が活発に作られる。ガストリン細胞は、胃腺の発達と連動してこの頃腸管上皮に出現する。

成魚と同じ diffuse-type の腺臓が完成するのは、変態後の稚魚期に入ってからである。

仔魚期における餌生物由来酵素の貢献度

海産魚の種苗生産技術が発達した現在においても、仔魚を人工配合飼料のみで飼育することは実用的ではない。その原因として、仔魚の消化器官の機能的な未熟さに加えて、仔魚の消化管内では餌生物由来の酵素が餌の消化を助けているのではないかとすることが指摘されていた。そのため、仔魚用配合飼料に消化酵素を添加する試みがなされたが、ヨーロッパヘダイ仔魚では効果がみられたが、ヨーロッパスズキ仔魚では効果がみられないなど、その評価は一定していない。

そこで我々は、マイワシ仔魚を実験材料に用いて、仔魚の腸管に含まれる中性プロテアーゼのうちの餌のワムシに由来する酵素活性の比率を推定し、餌生物由来の酵素貢献度について検討した。

その結果、ワムシを摂餌させて腸管内がワムシに満たされている状態のマイワシ仔魚においても、腸管のプロテアーゼ活性のうちワムシ由来プロテアーゼ活性の占める比率は 0.6% にすぎなかった。このことから、仔魚期における餌生物由来の酵素は、餌の消化のためには必ずしも必要ないと推察された。ただし、ヘダイ仔魚のように配合飼料への消化酵素の添加が有効であった例もあることから、適正な量や質の酵素が加えられた場合には有効に機能する可能性がある。

まとめ

ヒラメにおける仔稚魚期の消化機構の発達過程をまとめた(図 4)。ヒラメでは胃以外の腺

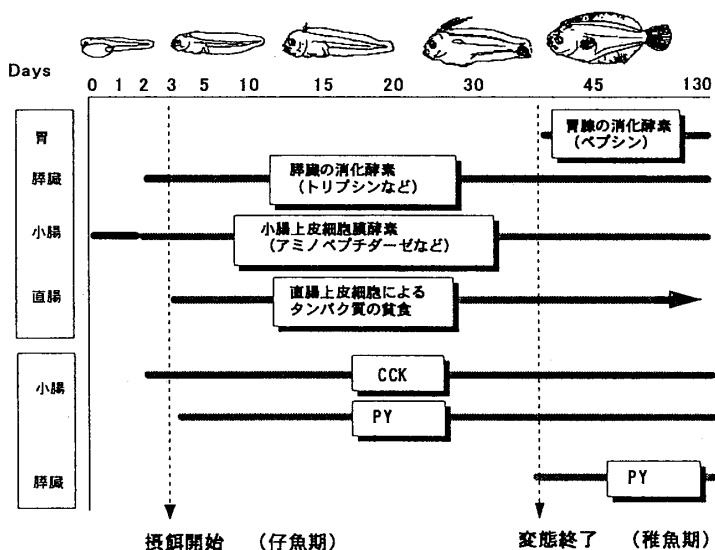


図 4. ヒラメ仔魚における消化外分泌および内分泌系の発達過程

臓、小腸冊子縁および直腸上皮細胞の消化機能は摂餌開始時期までに獲得される。また、膵臓の消化酵素の分泌を制御する内分泌機構も摂餌開始期までに機能し始める。したがって、仔魚が餌を消化吸収するためには、膵臓、小腸冊子縁および直腸上皮細胞の消化機能が最低限必要であると考えられる。このように、仔魚期であっても、その消化機能はかなり高度に発達しているといえる。そして、最終的に成魚と同じ消化機能が整うのは、変態後の稚魚期以降であると考えられる。このような消化機能の発達過程は、多くの魚種で共通する部分が多いと考えられるが、胃腺の分化時期などは魚種によって大きく異なる。例えば、サバ科魚類のマグロなどの魚種では胃腺の分化時期は早く、中期仔魚期にはすでに胃腺の形成がみられる。マグロ類では、仔魚期からすでにプランクトン食性から魚食性に移行するため、早くから胃の消化機能が必要になると考えられる。このように、消化機能の発達パターンは、その魚種の食性の発達過程と密接に関連していると考えられる。

2・4 仔稚魚の栄養 I タンパク質とビタミン

越塩 俊介 鹿児島大学 教授

仔稚魚の栄養要求については、現時点では、完全配合飼料化が不可能なため、まだ不明な点が多いのが現状である。また、生物餌料と微粒子飼料の併用投与により、仔魚の生残、発育が大きく改善されたものの、この場合、生物餌料への依存度がかなり大きく、微粒子飼料の貢献度についてはあまり詳しく検討されていない。更に、栄養学的な観点ばかりでなく、物性を含めた物理的な面についての解明も必要である。実際の微粒子飼料の摂餌量や給餌するタイミングについてはまだ確立されているわけではない。このように、仔魚期においては生物餌料の役割が大変重要ではあるが、最近、世界各国で、微粒子飼料を用いて仔魚期の栄養要求や生理学的知見が集積しつつある。

したがって、ここでは仔稚魚期のたんぱく質及びビタミン類研究に関して、最近の知見を中心に概要する。

1、 たんぱく質

微粒子飼料の最適化には、最低限次の条件を満たす必要がある：

- (1) 十分に栄養バランスが整った栄養成分を含む、
- (2) 水中での高い安定性（栄養成分の低溶出）、
- (3) 高消化・吸収率、
- (4) 水中での適正滞留

上記条件を備えた微粒子飼料の開発の一環として、最近ペプチドのようなタ